Ministerio de Educación de

MINISTERIO DE EDUCACION Y JUSTICIA DE LA NACION
SUBSECRETARIA DE CULTURA

MUSEO ARGENTINO DE CIENCIAS NATURALES «BERNARDINO RIVADAVIA»
E
INSTITUTO NACIONAL DE INVESTIGACION DE LAS CIENCIAS NATURALES
DIRECTOR: MAX BIRABEN

PUBLICACIONES DE EXTENSION CULTURAL Y DIDACTICA, Nº 14

BIBLIOTECA

SOBRE EL ORIGEN DE LOS MAMIFEROS

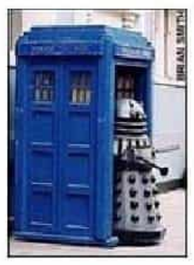
POR

GUILLERMO DEL CORRO

BUENOS AIRES
IMPRENTA Y CASA EDITORA «CONI»
684, PERU 684

1967

EX LIBRIS Scan Digit



The Doctor

Página intencionalmente en blanco en el original

MINISTERIO DE EDUCACION Y JUSTICIA DE LA NACION
SUBSECRETARIA DE CULTURA

MUSEO ARGENTINO DE CIENCIAS NATURALES «BERNARDINO RIVADAVIA»
E
INSTITUTO NACIONAL DE INVESTIGACION DE LAS CIENCIAS NATURALES
DIRECTOR: MAX BIRABEN

PUBLICACIONES DE EXTENSION CULTURAL Y DIDACTICA, Nº 14

SOBRE EL ORIGEN DE LOS MAMIFEROS

POR GUILLERMO DEL CORRO

Desde 1880 hasta 1890, la mayoría de los científicos creían que los mamíferos descendían de los Anfibios, aunque, unos pocos impresionados por los caracteres mamaliformes de los reptiles del Pérmico de Sud Africa y Norteamérica, consideraban que lo más probable era que los mamíferos surgieron de esos reptiles mamaliformes. Huxley (1879) había expresado que los Mamíferos habían estado conectados con los Anfibios, por algún grupo desconocido "pro-mamífero", y no por ninguna de las formas conocidas de Sauropsida y que había otra evidencia que tiende a la misma dirección. Así, los Anfibios son los únicos Vertebrados que respiran aire y como los Mamíferos tienen el cráneo con dos cóndilos. Que solamente en ellos el elemento articular del arco mandibular permanece cartilaginoso; mientras que la osificación del cuadrado es pequeña y el escamoso se extiende hacia abajo, hacia los elementos óseos de la mandíbula, proporcionando una transición fácil hacia la condición mamálica de estas partes.

Baur y Case (1897) refiriéndose a los reptiles mamaliformes de Sud Africa expresaron: "We are fully convinced that among these South African forms... we have those reptiles which might be considered as ancestral to the mammals, or at least closely related to their ancestors".

Por su parte, Marsh (1898 : 74) escribió: "In the Amphibians, especially in the oldest forms there are hints of a true relationship with both Reptiles and Mammals. It seems to me, therefore, that in some of the minute primitive formas, as old as the Devonian, if not

still more ancient, we may yet find the key to the great mystery of the origin of the Mammals".

Osborn en el mismo año (1898) decía que luego de analizar los caracteres del orden Theriodontia Owen, se llega a la conclusión general de que el orden mencionado constituye un grupo que contiene prácticamente todos los caracteres primitivos de Mammalia, en el esqueleto y en los dientes y que ningún otro reptil o anfibio se aproxima tan cerca al hipotético pro-mamífero. La explicación de caracteres anfibios en las partes blandas de los mamíferos actuales, "appears to be that the promammal sprang from primitive reptiles which preserved a number of still more primitive amphibian or stegocephalian characters".

Luego Kingsley (1901) al igual que otros se inclinaba por una antecesoría anfibia para los mamíferos, aunque entre las formas conocidas de anfibios no se encuentra ninguna que requiera las necesidades del caso. Ni los Cecílidos, Anuros o Urodelos pueden considerarse. Que solo queda el grupo de los estegocéfalos. "In every known feature these are closer to what the ancestor of the mammal must have been than are any of the groups, and yet not a single form of the stegocephalian is known which can be said to meet the demands required for the ancestor of the mammals".

Broom (1907, 1915) era de la opinión que los mamíferos surgieron de un antecesor que perteneció a uno u otro de los subórdenes de Terápsidos y, que los tipos más generalizados, enseñan estructuras esqueletales, como se esperaría en un antecesor cercano o lejano de los mamíferos. Que en cualquier caso (1915) podemos seguramente presumir que la línea de descendencia mamífera pasó desde los Cotylosauria por algún suborden de Terápsido primitivo aliado a los Dromasauria "and that in Middle Permian times the mammalian ancestors were Therocephalians. In Triassic times the ancestor were either Cynodonts or Cynodont-like Therocephalians, more probably the former".

En 1929 el Dr. Broom encontró en el Museo de Bloemfontein (Sud Africa) dos pequeños ejemplares de vertebrados fósiles, que habían sido recolectados en capas de la Formación Cave Sandstone, en Ladybrand, ex Estado Libre de Orange. Esta formación era considerada por algunos como del Rético, aunque Broom sospechaba que pertenecía al Jurásico inferior (en realidad pertenece al Triásico superior: Keuper). Según Broom los ejemplares mencionados pertenecían a la misma especie y describe a uno de ellos de la siguiente manera: pequeño, mamaliforme, del tamaño de una rata, pero de cabeza

relativamente grande y cola larga. El cráneo es ancho, la nariz aparentemente corta. No hay arco post-orbital, los pequeños frontales forman con los parietales una cresta mediana, larga y angosta y no hay foramen pineal. Los nasales son mamaliformes; los lacrimales pequeños y no existen prefrontales. Los maxilares son cortos, pero mamaliformes y los yugales largos y delgados arcos cigomáticos sub-orbitales. El paladar es muy disímil al de cualquier Terápsido conocido. El vómer separa por completo al pterigoide y pasa hacia adelante, exactamente como en los Mamíferos. Hay grandes cóndilos occipitales. La mandíbula inferior es tan mamaliforme, que sólo el descubrimiento de pequeños huesos en la parte posterior, convenció a Broom de que no era un mamífero. Casi toda la mandíbula está formada por el dentario y el extremo posterior casi articula con el escamoso. Es evidente un articular osificado, que articula con el pequeño cuadrado y también hay un surangular prearticular y huesos angulares, pero aparentemente no hay coronoide o esplenial. A este nuevo tipo junto con *Karoomys*, *Pachygenelus* y *Tritheledon*, los coloca Broom en un nuevo suborden de Terápsidos, al que denomina Ictidosauria. Finaliza el paleontólogo mencionado, diciendo que, sea un Ictidosaurio el que dio lugar a todos los mamíferos o sea que los Monotremas, Multiarticulados y otros mamíferos surgieron de tres o cuatro diferentes Ictidosaurios, en aquel entonces no se podía decir. Nuevamente Broom (1932) se refiere a estos dos ejemplares, como que pertenecían al mismo género pero diferían específicamente (estos restos habían sido entregados para su descripción al Dr. van Hoepen, ya en 1929, pero nunca la realizó, hasta que Crompton estudió uno de ellos en 1958), Broom se refería a estas dos formas como Ictidosauria A y B. El Dr. Crompton ha estudiado el B, denominándolo *Diarthrognathus broomi*. El nombre genérico indica la doble articulación de la mandíbula inferior con el cráneo. Luego volveré sobre este interesante fósil.

Säve-Söderbergh (1934), fundó el grupo de los Choanata, que incluía los Dipnoi, Crossopterigii y Tetrapoda. Según dicho investigador habría que distinguir un gran grupo de Tetrapodos, representados por los fósiles Ichthyostegalia, Labyrinthodontia y Phyllospondyli (Romer, 1964 : 10: "The order Phyllospondyly is a purely imaginary group") y los recientes Anura y otros representados por Anthracosauria y Reptilia. Y que al primer grupo se le puede llamar Batrachomorpha y al segundo Reptiliomorpha.

En cuanto a los Urodela, se ha señalado a menudo que están íntima-

mente emparentados a los Dipnoi. Las investigaciones del paleontólogo sueco, le han enseñado que los Batrachomorpha y los Reptiliomorpha, están más cercanamente emparentados a los Crossopterigios que a los Dipnoi, y que lo más probable es que en los Choanata haya dos principales líneas de evolución: 1) aquella que conduce a los Dipnoi y Urodela y 2) la que conduce a los Crossopterigios, Batrachomorpha y Reptiliomorpha. Romer (1964 : 3) en relación a que los Urodelos sean descendientes de los Dipnoos ha expresado "No one, I think, would currently advocate the descent or any tetrapod from dipnoans". Los Reptiliomorpha, partiendo de los Anthracosauria continuarían con "Reptilia" (con excepciones?), Aves y Mamíferos.

Cuando los peces de agua dulce Crosopterigios aparecen en escena en el Devónico inferior y medio, ya estaban representados por los Ripidistos (Porolepiformes y Osteolepiformes) y los Celacantiformes (Jarvik, 1955).

Los Porolepiformes comprende la familia Porolepidae con *Porolepis* Woodward, conocido del Devónico inferior de Spitzbergen, Renania, Polonia y en los Urales y en los países del Báltico del Devónico medio; la familia Holoptychiidae, con *Holoptychius* Egerton, del Devónico superior de Escocia y Groelandia, *Laccognathus* Gross, en el Devónico medio de la región Báltica.

Los Osteolepiformes, con la familia Osteolepidae, con *Osteolepis* Valenciennes, en el Devónico medio y superior de Escocia, hay otros géneros. La familia Rhizodontidae, con *Rhizodus* Owen, en el Carbonífero inferior de Inglaterra, *Eusthenopteron* Whiteaves del Devónico superior de Canadá, Rusia y quizás en Escocia, *Eusthenodon* Jarvik en el Devónico superior de Groelandia; este género es vecino de *Eusthenopteron*.

Hasta 1962 este grupo de peces fósiles: Ripidistos, que actualmente se supone que son el punto de partida de los vertebrados superiores, eran conocidos exclusivamente del hemisferio norte. Gunn y Warren (1962) al hacer la geología de la región de Tierra Victoria en la Antartandia, coleccionaron *in situ* restos de peces ripidistos, en la Arenisca Beacon en el área de McMurdo Sound.

Según Gunn y Warren (1962 : 113) restos fragmentarios de estos peces fueron recolectados *in situ* en tres localidades (Cadena Boomerang, Montañas Lashly y Monte Feather) y en bloques sueltos en el Monte Suess y en Allan Nunatak, los cuales fueron entregados al doctor Errol I. White del Museo Británico (Historia Natural) quien les dio las siguientes determinaciones preliminares (común. personal).

Cadena Boomerang, horizonte inferior: restos antiarcos y espinas de peces.

Cadena Boomerang, horizonte superior: restos de antiarcos, espinas de peces y artrodiros dolicotorácicos.

Montañas Lashly, horizonte inferior; holoptíquido (Porolipiforme) (escama de ? *Laccognathus*). En esta localidad se encontró material paleobotánico que fue entregado a la Sra. Plumstead, quien comunicó que era muy pobre para su determinación.

Montañas Lashly, horizonte superior: restos de antiarcos y ripidistos.

Monte Suess, morena en el lado sudeste de la Cresta Góndola: restos de antiarcos y escamas de osteolépidos.

Allan Numatak, bloque en el extremo sur: restos posiblemente de artrodiros y ripidistos.

Según comunicación personal del Dr. White, de este examen preliminar, no es seguro si este material es del Devónico medio o superior, pero que posiblemente ambos períodos están presentes.

Recientemente Gupta y Denison (1966) han mencionado el hallazgo de restos fragmentarios de peces devónicos en el distrito de Anantnag de Kashmir, India. El primer ejemplar según los autores mencionados es sin duda un pez pulmonado, probablemente de la familia Dipteridae, pero el género y especie quedan indeterminados. El otro ejemplar pertenece a un crosopterigio de la familia Osteolepidae, pero no pudo ser identificado más específicamente. Los autores citados sugieren una edad devónica media para las lutitas que contienen a los restos fósiles mencionados y agregan que "el hallazgo en India de osteolépidos y diptéridos, ambas familias típicas de agua dulce, es de considerable importancia paleogeográfica".

La presencia de peces ripidistos en el hemisferio austral, aunque pobre y fragmentaria, en sedimentos de edad aproximada a aquellos del hemisferio norte, altera la cuestión del área de origen de este grupo de peces de agua dulce, pero todavía es prematuro — hasta que no tengamos más material fósil — intentar una explicación sobre tan interesante cuestión.

Según Jarvik (1955) los dipnoos al igual que los celacantiformes, no pueden ser, posiblemente, descendientes de ninguno de los Ripidistos, (Porolepiformes y Osteolepiformes), como algunos lo pretenden, y que aún es dudoso que los dipnoos estén íntimamente empaquetados a los crosopterigios.

Para este investigador, la íntima concordancia en la anatomía inter-

na de la parte anterior de la cabeza, entre los Osteolepiformes y los Anura, es evidente, por lo tanto que deben estar íntimamente emparentados y con toda probabilidad los Anuros han surgido de los primitivos Osteolepiformes. Igualmente los Urodelos son derivados de los Porolepiformes.

Por último (Jarvik 1964) expresa que puesto que los Osteolepiformes y Porolepiformes difieren en forma considerable en muchos aspectos importantes, es evidente que ellos se independizaron a partir de un origen común, largo tiempo antes de su primera aparición como fósiles a comienzos del Devónico. Según este investigador, ya está bien establecido que los Osteolepiformes han dado lugar a los Anuros y Amniotas — mientras que los Urodelos han surgido independientemente de los Porolepiformes.

Estamos acostumbrados a pensar que los Reptiles ya estaban decididamente establecidos sobre la tierra desde el comienzo de su historia, pero como ya lo señaló Romer (1957), muchos de los reptiles primarios, incluyendo varios cotilosaurios y aún pelicosaurios, no habían avanzado más allá de un modo de vida anfibio y eran esencialmente "piscivorous dwellers". Sólo se conocen unos pocos reptiles del Carbonífero superior norteamericano y éstos de la última mitad del período. El hecho de que la gran mayoría de estos fósiles se encuentran en depósitos de origen pantanoso, indican que éstos habitaban en espejos de agua dulce y no sobre tierra. Según Romer (1958) esta evidencia sugiere, en un todo, que a despecho del desarrollo temprano de los miembros tetrapodos, se había hecho poco avance hacia la conquista de la tierra firme por los vertebrados hasta el Carbonífero superior. Expresa Romer que en el Carbonífero superior, en claro contraste con el Devónico, encontramos en grandes áreas del mundo, condiciones climáticas que favorecieron el crecimiento de la vegetación (atestiguadas por depósitos de carbón de pantano) de una clase que el citado investigador considera conveniente para al emergencia de los tetrapodos sobre la tierra. Además, ya había ocurrido la evolución de los insectos. Ya existían suministros de alimento sobre el cual se pudo establecer una base para la existencia terrestre. Sintetizando, digamos que para Romer el desarrollo de la vida vertebrádica terrestre tuvo lugar bajo condiciones climáticas favorables, pero ello no ocurrió en el Devónico cuando aparecen los miembros sino mucho tiempo después, en el Carbonífero superior.

Los Sinápsidos (reptiles mamaliformes) se originaron durante la última parte del Carbonífero y dominaron el escenario terrestre du-

rante cerca de 100 millones de años, hasta que hacia el finalizar el Triásico fueron superados en números por los reptiles arcosaurios. En el Pérmico inferior sobre el 70 % de todos los géneros de reptiles conocidos eran sinápsidos pelicosaurios; en el Pérmico superior, alrededor del 84 % eran terápsidos descendientes de pelicosaurios; los terápsidos continúan para formar una porción considerable de la fauna continental en gran parte del Triásico (Romer 1961). Buscando los antecesores de los mamíferos dice Romer (op. cit.) que se pueden eliminar la mayoría de los tipos de terápsidos más viejos o abe-rrantes como antecesores. Que es altamente improbable que los mamíferos de cualquier clase hayan surgido de cualesquiera de los grupos denominados Anomodontia (Reptiles Terápsidos de hábitos vegetarianos, con los infraórdenes: Dinocephalia, Venjukovioidea, Dromasauria y Dicynodontia) o que los gorgonopsianos o terocefalianos, fueran directamente ancestrales. De los grupos bien conocidos, hay dos, que según Romer, merecen seria consideración, ellos son, los Bauriamorpha que incluyen a los Escalaposáuridos y a los Cinodontes. Ambos son evolucionados y muestran considerable variación. Los miembros evolucionados mejor conocidos de ambos grupos — Bauria — y sus parientes más íntimos, *Cynognathus* por un lado y los "gonfodontes" por otro, pueden probablemente ser eliminados como antecesores directos y parecen ser formas terminales especializadas. Pero, no se puede eliminar la posibilidad de los orígenes de los mamíferos a partir de miembros más pequeños y menos especializados de uno o de ambos grupos. Ambos muestran una tendencia hacia la conducción mamífera de modo paralelo y, es razonable creer que en muchos caracteres de la anatomía blanda y en la fisiología los dos pueden haber alcanzado caracteres mamálicos, como se conoce que lo hicieron en ciertas estructuras esqueletarias, por ej.: la regulación de la temperatura que pueden haber alcanzado parcialmente, haber desarrollado pelo, etc. Por lo tanto hay dos grupos, sea de uno o de ambos desde el cual/cuales todos los mamíferos pueden haber surgido. Pero, agrega Romer, que a despecho de los graduales avances en el conocimiento paleontológico de los últimos años, estamos poco adelantados en la elaboración de una filogenia detallada de lo que estábamos hace varias décadas. Además, expresa, que si fuéramos a elegir entre bauriamorfos y cinodontes como antecesores de los mamíferos, sobre la base de las potencialidades dentarias, las probabilidades están en favor de los cinodontes. Y que la evolución mamálica puede haber tenido lugar en forma polifilética y tanto los bauria-

morfos como cinodontes pueden haber estado involucrados (p. 53). "But on the basis of the feeble evidence as yet available I would suspect that most, if not all, forms to 'cross the line' were derived from cynodonts ancestors".

Como ya he mencionado, Crompton (1958) ha descripto el cráneo del Ictidosaurio B de Broom (1932). Según Crompton, es difícil comparar a *Diarthrognathus* con los primeros mamíferos conocidos del Triásico y Jurásico inferior, puesto que éstos son conocidos principalmente por fragmentos que consisten en especial de dientes, los que no están preservados en el *Diarthrognathus* descripto. Una de las características de los mamíferos es una articulación entre el dentario y el escamoso. Como este rasgo es conocido sólo en *Diarthrognathus* y en los mamíferos, dice Crompton que, el primero en este aspecto puede ser considerado como más cerca de los mamíferos que cualquiera de los otros reptiles mamaliformes. Aunque los cinodontes evolucionados y los tritilodóntidos tienen caracteres de mamíferos no encontrados en *Diarthrognathus*, por ej.: la ausencia de una vacuidad interpterigoide. Estas formas parecen ser altamente especializadas para ser ancestrales a los mamíferos.

Diarthrognathus, ya dijimos posee uno de los rasgos fundamentales de los mamíferos y además de esto, parece no haber especializaciones en la estructura craneal, lo que sería un obstáculo para que esta forma fuera ancestral a los mamíferos. Luego agrega Crompton, que si *Diarthrognathus* es ancestral a los mamíferos, va a depender de la edad de la Cave Sandstone. Actualmente se la considera del Triásico superior (Keuper). Mamíferos se conocen del Rético de Suiza y de Inglaterra. Si éstos son los mamíferos más viejos y si la datación de la Cave Candstone es correcta, *Diarthrognathus* de acuerdo a Crompton posiblemente podría haber sido ancestral a los mamíferos. También es posible que haya vivido contemporáneamente con los mamíferos, de lo cual surgieron los mamíferos. Finaliza Crompton (p. 213) con "The importance of *Diarthrognathus* is that it appears to be very closely related to mammals and it adds considerably to our knowledge as to how the gap between mammals and reptiles was bridged. Of special importance is the fact that it indicates how the change over from a reptilian to a mammalian jaw articulation was achieved".

Recientemente Jarvik (1964) ha expresado que los Vertebrados deben ser un grupo muy antiguo, pero que, ni aún las formas fósiles más viejas nos dan ninguna información en cuanto a sus orígenes y parentescos (p. 11). "We do not know when or under what conditions

the vertebrates arose". Cuando ellos aparecen ya estaban divididos en grupos claramente definidos (p. 12). "No single group is more primitive than any other and in no case can one group be derived from another'. Para Jarvik, los dos grupos de peces devónicos, los Porolepiformes y los Osteolepiformes son los que independientemente han dado lugar a que surjan los Tetrapodos. Los primeros a los Urodelos (y Apoda ?) y los segundos a los Ictiostegalia, a la mayoría de los estegocefalianos, Anuros y con toda probabilidad a todos los Amniotas. Así, los Tetrapodos serían de origen difilético.

Según Jarvick (op. cit) los porolepiformes y los osteolepiformes tienen varios caracteres en común, y los anfibios recientes concuerdan a menudo en los aspectos correspondientes: así, el premaxilar en los Urodelos y Anuros está compuesto de tres partes (pars dentalis, pars palatina y pars facialis), como es el elemento correspondiente tanto en los osteolepiformes como en los porolepiformes. Que el hecho de que los porolepiformes concuerdan íntimamente con los Urodelos en todos los aspectos de la estructura del cráneo que ha sido analizada (la nariz y la división intermandibular) y que prácticamente todas las estructuras específicas encontradas en los porolepiformes devonianos han sido halladas solamente en los Urodelos recientes, sólo pueden significar que estos animales están íntimamente emparentados a/y descendientes de los porolepiformes. A su vez, los osteolepiformes, difieren fundamentalmente de los porolepiformes y de los Urodelos, tanto en lo concerniente a la nariz como en el piso de la cavidad bucal y concuerdan con los Anuros, hecho que apoya el punto de vista sobre el stock Osteolepiforme-Tetrapodo. Luego agrega que, el difiletismo de los tetrapodos descansa sobre una base fuerte y que se hace de más en más difícil sostener la concepción de un misterioso pro-tetrapodo como antecesor común de todos los tetrapodos.

El miembro tetrapodo y otros requisitos para la vida sobre la tierra estaban ya desarrollados en lo esencial, en los porolepiformes y osteolepiformes. Aún los más viejos de estos peces, poseían una coana y un tubo nasal externo posterior, como un ducto nasal-lacrimal (Jarvik 1964). También parece que éstas y otras estructuras básicas, como los pulmones, ya habían parecido en los Ripidístidos primitivos, desde los cuales posiblemente derivaron los Porolepiformes y Osteolepiformes. Se puede decir, entonces que la verdadera historia de los Tetrapodos comenzó cuando esas estructuras comenzaron a desarrollarse, ya que son esenciales para la vida sobre la tierra. En su estructura

interna, los dos grupos mencionados, eran tetrapodos, aunque vivían en el agua y parecían peces.

El análisis del habitat de los peces fósiles primitivos lleva a la conclusión de que los vertebrados fueron originariamente un grupo de agua dulce, aunque esta conclusión no cuenta con el apoyo total.

Romer y Grove (1935) hicieron una revisación de los depósitos pre-carboníferos de Norte América, concluyendo con (p. 851): "...we believe the facts assembled here render untenable the converse hypothesis of the vertebrate marine origins. A consideration of selected portions of the evidence might permit of such an interpretation, but examination of the entire body of facts derivable from the American fossil record leads unmistakably to the conclusion that the early vertebrate were dwellers in fresh water".

Romer (1955) vuelve sobre el tema, pero esta vez pasando revista a los depósitos europeos; expresa el autor mencionado (p. 279) que "en suma, el registro europeo está en total acuerdo con la tesis de que el hogar primario de los vertebrados en tiempos silúricos se encontraba en las aguas dulces, y que añade evidencia confirmatoria a la prueba de los orígenes dulceacuícolas de los vertebrados dada por el estudio de la estructura y función del riñón. Que no es improbable que pueda aparecer evidencia de que algunos vertebrados por lo menos fueran eurihalinos o aún definitivamente marinos, tan temprano como el Silúrico. Pero, a menos o hasta que se acumule un muy considerable aporte de datos de este tipo —que ahora faltan — él no ve razón para una seria consideración de una historia marina para los primeros vertebrados.

La mención que hace el Dr. Romer sobre la función y estructura del riñón está basada en los estudios realizados por el profesor W. Homre Smith, que han aparecido en varias publicaciones y en el libro "From fish to Philosopher", Boston, 264 pp., 1933. Los estudios de Homer Smith, que han aparecido en varias publicaciones y en el libro brados transcurrió en aguas dulces. Se sabe que los vertebrados típicos no pueden vivir a menos que la sangre y los fluídos corporales contengan una determinada serie de sales en una concentración adecuada, que es considerablemente menor que aquella del agua marina. El tipo de riñón más generalizado es una estructura que funciona especialmente como una bomba, para librar al cuerpo del exceso de agua, más bien que para darle un medio para disponer de los residuos metabólicos. Tales riñones son encontrados en todos los peces

de agua dulce y en los anfibios. Estos animales viven en un medio donde el resultado sería la muerte, debido a la dilución osmótica del contenido salino de la sangre y los fluídos corporales, si no estuviera presente la mencionada "bomba" para liberar al cuerpo del exceso de agua, conservando así una adecuada concentración salina. Los peces de agua salada viven en un medio acuático que contiene una concentración salina más elevada que sus fluídos corporales e igualmente peligroso para la vida. Un pez marino debe evitar el peligro de hacerse demasiado salado en el contenido del fluído corporal; debe hacerlo ya sea conservando agua o excretando el exceso de sal o ambos. En la actualidad se encuentran dos métodos muy diferentes, en los principales grupos de peces marinos. Los peces óseos de mar han resuelto el problema, primero por el desarrollo de la excreción de sal por las branquias, y segundo, en muchos casos por modificación del riñón, que reduce la salida del agua. En contraste, los tiburones han retenido el tipo de riñón "bomba", presente en las formas de agua dulce, pero, sin embargo, previenen el exceso de salinidad de la sangre por una especialización de lo más característica. La retención de considerables cantidades de úrea en la sangre, de modo que la sangre y el agua de mar están en balance osmótico y, por lo tanto, no ocurre la pérdida de agua a través de las membranas superficiales, con la consecuente deshidratación. Estos dos tipos de adaptación marina no derivan el uno del otro; según Romer, los dos pueden haber tenido como origen común el tipo de riñón hallado en las formas de agua dulce; por lo tanto, éste es el tipo ancestral.

Poco después Denison (1956) llega a conclusiones opuestas a las de Romer. Para Denison los vertebrados del Ordovícico eran formas marinas, aparentemente restringidas a habitats cercanos a las costas. Para Denison, el registro fósil tomado en conjunto, sugiere que los vertebrados fueron originariamente formas marinas, costeras, que comenzaron a invadir las aguas salobres y dulces hacia el Silúrico y que durante el Devónico todas las clases y la mayoría de los órdenes de los vertebrados vivían en mayor o menor grado en aguas dulces. Según Denison, los siguientes hechos son importantes: 1) Vertebrados ordovícicos, como también Heterostraci, Coelolepida y Acanthodii silúricos, ocurren en sedimentos marinos; 2) la rareza de estos grupos y la ausencia de otros vertebrados en depósitos marinos no son sorprendentes cuando se considera que la historia primaria de todos los grupos principales de animales está sin registro o es oscura. Finaliza Denison (p. 433) expresando que se debe admitir que es posible, si

no probable, que los vertebrados penetraron a las aguas dulces en una fecha anterior a lo que el registro fósil indica. Que esto no significa que sea necesario saltar a la conclusión extrema de que los vertebrados se originaron en aguas dulces.

Parsons y Williams (1962) estudiaron los dientes de los tres órdenes de anfibios vivientes; éstos poseen dientes que están divididos en coronas y pedicelos más o menos separados (a aquellos investigadores les llamó la atención sobre tal problema el batracologista argentino J. M. Gallardo, durante su permanencia en Harvard). Para Parsons y Williams sólo hay dos posibles explicaciones; sea que los anfibios modernos han heredado tal estructura dental (o por lo menos una tendencia hacia ello), de un antecesor común o se ha originado separadamente por evolución paralela. La última teoría les parece improbable. Además no encontraron evidencia de la existencia de tales dientes en ningún grupo de anfibios extinguidos o en los crossopterigios. Y que parece cierto que los tetrapodos primitivos no tenían estos dientes en bisagra, por lo que concluyen que los tres órdenes de anfibios deben ser más bien un grupo monofilético íntimamente emparentados.

Estos mismos investigadores (1963), luego de pasar revista a las cinco plausibles hipótesis sobre el parentezco o falta del mismo, de los tres órdenes de anfibios modernos, concluyen con que es imposible en base a los conocimientos actuales, adelantar, aún tentativamente, la teoría sobre cuál grupo de anfibios paleozoicos van a ser considerados ancestrales a los órdenes recientes. Por lo tanto consideran al problema insoluble, hasta que se encuentre evidencia adicional sobre la estructura de los anfibios paleozoicos, y especialmente de las formas transicionales. En la addenda del trabajo de Parsons y Williams (op. cit.), éstos se refieren al trabajo de Szarski (1962), quien ha expresado que los tetrapodos son de origen monofilético, con lo cual concuerdan los autores mencionados. Igualmente están de acuerdo con Szarski en que los tetrapodos se separaron, tempranamente, en dos líneas principales: una que incluye a los tres órdenes recientes de Anfibios y la otra a los Amniotas. Como Szarski basa la última conclusión principalmente en el mecanismo respiratorio, Parsons y Williams manifiestan que las diferencias en los patrones respiratorios son muy básicos y antiguos, y que el stock que incluiría a los antibios modernos comprendería a animales relativamente pequeños. Esto implicaría que los Anfibios son descendientes de uno de los grupos lepospóndilos, más bien que de los laberinto-

dontes, aunque ello, por cierto, puede dar lugar a otra interpretación; además se necesitan más datos urgentemente.

Recientemente Romer (1964 *a*) ha pasado revista al problema de la historia de los Anfibios. Luego de bosquejar los principales avances hechos en años recientes, concluye con que "se ha hecho considerable progreso en el estudio de los Labyrinthodontia, en lo concerniente a la evolución dentro del grupo y en relación a sus parentezcos con antecesores piscícolas, por un lado, y con los reptiles por otro. Que hubo un modesto incremento en el conocimiento de los lepospóndilos paleozoicos y de los órdenes modernos. Pero que existen vastas lagunas que deben ser llenadas antes de que cualquier historia eslabonada de los tetrapodos primitivos pueda ser relatada. Los órdenes más viejos de lepospóndilos resisten cualquier intento de ligarlos, sea con los laberintodontes o con los órdenes existentes, y que el origen de las formas modernas permanece tan oscuro en la actualidad como lo era para los investigadores de las generaciones anteriores".

Sea como fuere, ya hay evidencia, aunque escasa, de que los Anuros ya estaban presentes en tiempos del Pérmico Gondwánico. Griffiths (1963) ha mencionado una huella de un Proanuro de las Capas Ecca de Sud Africa, del Pérmico inferior. Del Triásico inferior de Madagascar se conoce a *Protobatrachus massinoti* Piveteau; en este pequeño anfibio el esqueleto postcraneal no muestra indicación de estructura anúrica, excepto por un acortamiento de la columna y un ílium alargado. Sin embargo, el cráneo tiene ya el patrón anuro, y a despecho de parte de Hecht (1962, 1963), es razonable creer que *Protobatrachus*, sea o no un antecesor directo, está relacionado a la antecesoría de los Anuros. Griffiths (1963: 275) ha expresado que "the phylogenetic relationship of *Protobatrachus* to the Anura is established". También tenemos los casos de *Vieraella herbstii* Reig (1961), del Liásico de Santa Cruz (Argentina), que es el anuro más viejo conocido; *Notobatrachus degiustoi* Reig (1957), del Jurásico medio de la Patagonia, del cual Hecht (1963: 20) dice: "*Notobatrachus* represents a generalized form with certain primitive features but which does not clearly align itself with any of the generally considered primitive living frogs, such as *Liopelma*, *Ascaphus*, or the discoglossids". Es decir, que las principales adaptaciones de estos anfibios ya estaban establecidas hacia el Meso-Jurásico.

Desde hace mucho tiempo se conocen repitles mamaliformes de Sud Africa, Rusia y de los Estados Unidos (en estos últimos años, de Sud América). En los Estados Unidos tenemos a los Pelicosaurios

y en Sud América y Sud Africa a los Terápsidos, y se ha convenido que estos animales fósiles forman los primeros y últimos eslabones de una única cadena sinápsida que va desde los reptiles ancestrales a los mamíferos. Con pocas excepciones, los Pelicosaurios no se extienden hacia arriba en la secuencia geológica, más allá del Pérmico inferior, mientras que los Terápsidos comienzan en horizontes del Pérmico superior y continúan hasta el Triásico. Los Pelicosaurios son casi exclusivamente norteamericanos, con pocos representantes en el oeste europeo, en el comienzo del Pérmico.

Romer (1964 *b*), en su comentario sobre el trabajo de E. C. Olson —Late Permian Terrestrial Vertebrates, U.S.A. and U.S.S.R. Trans. Am. Philos. Soc. (n.s.) 52 (2) : 1-224, 68 figs., 21 pls., 1962—, refiere que hasta recientemente casi toda la fauna conocida de Terápsidos Pérmicos era del Karroo (Sud Africa). Por largo tiempo restos pertenecientes a Terápsidos se conocían del oeste de los Urales, Rusia. En estos últimos años se trabajó mucho en esa región y los hallazgos incluyen una magnífica cantidad de material de Terápsidos, muchos de ellos, según Romer, decididamente más primitivos que aquellos del Karroo, y algunos no muy avanzados más allá del estadio pelicosaurio. Olson había encontrado en Texas (U.S.A.), en las formaciones San Angelo y Flower Pot (del grupo estratigráfico Double Mountain o Pease River) una fauna extremadamente fragmentaria, pero a pesar de este carácter se ha podido identificar a tipos que no sólo persisten desde comienzos del Pérmico americano (pelicosaurios), sino también a verdaderos terápsidos, comparables en muchos aspectos con aquellos hallados en las primeras zonas rusas. En Rusia (en contraste aún con la fauna más primaria del Karroo) se han hallado terápsidos muy primitivos, incluyendo: 1) los Phthinosuchidae y Brithopodidae, como teriodontes arcaicos; 2) dinocefalianos primitivos de varias clases, y 3) anomodontes primitivos, particularmente *Venjukovia*.

Entre los Pelicosaurios, los Sphenacodontidae exhiben exclusivamente el tipo de estructura que era de esperarse en un antecesor terápsido (Romer y Price, 1940) ; esta conclusión ha sido generalmente aceptada. Esto parece indicar que en el hemisferio norte los pelicosaurios dieron lugar a los terápsidos primitivos, los cuales, en el transcurso del Carbonífero, iniciaron su migración hacia el sur, arribando a Sud Africa al finalizar el período. Estos reptiles mamaliformes se diversificaron en Sud Africa, dando lugar al surgimiento de los Mamíferos en tiempos del Triásico superior, probablemente por interme-

dio de los Ictidosaurios, aunque quizás éstos hayan sido verdaderos mamíferos. En el Triásico inferior los terápsidos llegaron a Sud América (en aquellos tiempos no existía el O. Atlántico). Los mamíferos alcanzaron el hemisferio Laurásico hacia el Jurásico superior, en donde se diversificaron rápidamente, y los mamíferos que quedaron en los trozos gondwánicos, a partir del Cretácico inferior, continuaron su evolución en dirección determinada.

Sea como fuere, la anterior historia vertebrádica de los mamíferos es en algunas áreas de la Vieja Gondwania donde alcanzaron su evolución. Tenemos los Ictidosauria, que algunos consideran Terápsidos y que probablemente habían "cruzado la línea", en Sud Africa, *Diarthrognathus broomii* Crompton. En el Triásico medio de Mendoza (Argentina), *Colbertosaurus muralis* Minoprio. También en el Meso-Jurásico de la Patagonia tenemos las Icnitas (huellas de pisadas), estudiadas por Casamiquela (1964) en forma exhaustiva y que han sido clasificadas por el investigador citado como pertenecientes a Mammalia. Incertae sedis, Fam. Ameghinichnidae Casam. *Ameghinichnus patagonicus* Casam.

Conclusiones: De la evidencia fósil conocida, los Ictiostégidos son los descendientes de los Crossopterigios Ripidistos del Devónico, aquéllos ya anfibios, éstos peces. El tránsito entre los Estegocéfalos y Reptiles es insensible. Los Reptiles se diferencian desde sus comienzos en dos grupos, uno desemboca en las Aves, el otro en los Mamíferos. Los reptiles mamaliformes (Terápsidos), en los cuales se encuentra el grupo de los cinodontes, puede haber sido el grupo del cual surgieron los mamíferos. Sin embargo, los *Ictidosauria*, probablemente habían cruzado la línea reptiliana hacia la mamífera. En *Diarthrognathus* existían simultáneamente las articulaciones reptiliana y mamífera (articulación cuadrado-angular y articulación escamoso-dentario). La evidencia fósil disponible indica que los Anuros ya estaban establecidos como tales, hacia los tiempos del Jurásico medio. Algunos investigadores creen que los vertebrados han tenido un origen común, diversificándose tempranamente en dos ramas, una que daría a los Anuros y Amniotas, la otra a los Urodelos.

BIBLIOGRAFIA CONSULTADA

BAUR, G. and CASE, E. C., 1897. On the morphology of the skull of the Pelycosauria and the origin of the Mammals. — *Anatom. Anzeig.*, Jena, vol. 13 : 109-120.

BELLAIRS, A. D'A. 1960. *Reptiles : Life History, Evolution and Structure.* Harper Torchbooks, New York, p. 192.

BROOM, R., 1907. On the origin of the mammal-like reptiles. — *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1047-1061.

— 1929. On some recent new light on the origin of mammals. — *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, t. 54 : 688-694.

— 1932. *The mammal-likes reptiles of South Africa and the origin of the mammals.* London.

CASAMIQUELA, R. M., 1964. Estudios Icnológicos. Problemas y Métodos de la Icnología con aplicación al estudio de pisadas Mesozoicas (Reptilia, Mammalia) de la Patagonia, pp. 199, 26 láms., Buenos Aires.

COPE, E. D., 1884. The origin of the mammalia. — *Am. Nat.*, vol. 18, nº 11.

CROMPTON, A. W., 1958. The cranial morphology of a new genus and species of Ictidosauria. — *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 130, pt. 2 : 183-216.

— 1963. On the lower jaw of *Diarthrognathus* and the origin of the mammalian lower jaw. With an appendix : On the statics of jaw musculature by D. G. Parkyn. — *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 140, pt. 4 : 697-746 (2 pls., 17 figs.).

DENISON, R. H., 1956. A review of the habitat of the earliest Vertebrates. — *Fieldiana : Geology*, vol. 11, nº 8 : 361-457.

GRIFFITHS, I., 1963. The Phylogeny of the Salientia. — *Biol. Rev.*, 38 : 241-292.

GUNN, B. M. and GUYON WARREN. 1962. Geology of Victoria Land Between The Mawson and Mulock Glaciers, Antarctica. Trans.-Antarctic Expedition 1955-1958. — *Sc. Reports*, nº 11, Geology, London.

GUPTA, J. J. and R. H. DENISON. 1966. Devonian fishes from Kashmir, India. — *Nature*, vol. 211, nº 5045 : 177-178.

HECHT, M. K., 1962. A reevaluation of the early history of the Frogs. Part I. — *Syst. Zool.*, 11 : 39-44.

— 1963. A reevaluation of the early history of the Frogs. Part II. — *Syst. Zool.*, 12 : 20-35.

JARVIK, E., 1955. The oldest tetrapods and their forerunners. — *Sci. Monthly*, 30 : 141-154.

— 1964. Specializations in Early Vertebrates. — *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, fasc. 1 : 11-95.

KINGSLEY, J. S., 1901. The origin of mammals. — *Science*, N. S., vol. 14 : 193-205.

KULCZYCKI, J., 1960. *Porolepis* (Crossopterygii) from the Lower Devonian of the Holy Cross Mountains. — *Acta Paleont. Polon.*, 5 : 65-106.

MARSH, O. CH., 1898. *Proc. Fourth Int. Cong. Zool.*, Cambridge, London (pp. 71-74).

MINOPRIO, J. L., 1954. « Theriodonte » en el Triásico de Mendoza. — *Anales Soc. Cient. Argent.*, t. CLVII : 31-37.

— 1957. Nota aclaratoria sobre *Colbertia muralis* (cambio de denominación). — *Ameghiniana*, t. 1, nos. 1 y 2. Separata.

OSBORN, H. F., 1898. The Origin of Mammalia. — *Am. Nat.*, vol. 32 : 309-334.

PARSONS, T. S. and E. E. WILLIAMS. 1962. The teeth of Amphibia and their relation to amphibian phylogeny. -- *J. Morphology,* 110 : 375-389.

— 1963. The relationships of the modern Amphibia. — *The Quart. Rev. Biology,* vol. 38, n° 1 : 26-53.

REIG, O. A., 1957. Los Anuros del Matildense. — *Acta Geológica Lilloana*, Buenos Aires, 1 : 231-297.

— 1961. Noticias sobre un nuevo anuro fósil del Jurásico de Santa Cruz (Patagonia). — *Ameghiniana,* t. 2, n° 5 : 73-78.

ROMER, A. S. and GROVE. 1935. Environment of the early vertebrates. — *Amer. Midl. Natur.*, 16 (6) : 805-862.

ROMER, A. S. and L. I. PRICE. 1940. Review of the Pelycosauria. — *Spec. Pap. Geol. Soc. Amer.*, n° 28, pp. 538.

ROMER, A. S., 1955. Fish origins fresh or salt water? Pap. Mar. Biol. and Oceanogr., *Deep-Sea Research, suppl.*, to vol. 3 : 261-280.

— 1956. The Early Evolution of Land Vertebrates. — *Proc. Am. Phil. Soc.*, vol. 100, n° 3 : 157-167.

— 1957. Origin of the Amniote egg. — *Sc. Monthly,* 87 : 57-63.

— 1958. Tetrapod limbs and early tetrapod life. — *Evolution*, vol. 12, n_0 3 : 365-369.

— 1961. Synapsid Evolution and Dentition. Internat. Colloq. on the Evolution of Mammals. — *Kon. Vlaanse Acad, Wetensch. Lett. Sch. Kunsten België,* Brussels, 1961, pt. 1 : 9-56. Separata.

— 1964 *a*. Problems in Early Amphibian History. — *J. Anim. Morph. Physiol.,* vol. II, C. J. George Felicitation Number. pp. 1-20. Separata.

— 1964 *b*. Late Permian Terrestrial Vertebrates, U. S. A. and U. S. S. R. — *Copeia,* n° 1 : 250-253.

SÄVE-SÖDERBERG, G., 1934, Some points of view concerning the evolution of the Vertebrates and the classifications of this group. — *Ark. f. Zoologi,* B. 26 A, n° 17.

SEELEY, H. G., 1898. The Origin of Mammals. — *Proc. Int. Congr. Zool. Cambridge,* 68-70.

SZARSKI, H., 1962. The Origin of the Amphibia. — *Quart. Rev. Biology,* 37 : 89-241.

SWINTON, W. E., 1958. Fossil Amphibians and Reptiles. — *Brit. Mus.* (Nat. Hist.), pp. 118, London.

WATSON, D. M. S., 1926. The Evolution and Origin of the Amphibia. — *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, Ser. B, vol. 214 : 189-257.

WATSON, D. M. S. and A. S. ROMER. 1956. A Classification of Therapsid Reptiles. — *Bull. Mus. Comp. Zool.*, vol. 114, n° 2, pp. 89.

MUSEO ARGENTINO DE CIENCIAS NATURALES «BERNARDINO RIVADAVIA»

E INSTITUTO NACIONAL DE INVESTIGACIÓN DE LAS CIENCIAS NATURALES

Publicaciones de Extensión Cultural y Didáctica, Nº 14

DISTINTAS DENOMINACIONES DEL MUSEO

Museo Público de Buenos Aires (1823-82)

Museo Nacional (1883-1911)

Museo Nacional de Historia Natural (1911-31)

Museo Argentino de Ciencias Naturales « Bernardino Rivadavia » (1931-47)

Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales y Museo Argentino de Ciencias Naturales « Bernardino Rivadavia » (1948-1956)

Museo Argentino de Ciencias Naturales « Bernardino Rivadavia » e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales (1957)

Toda correspondencia dirigirla a :

MUSEO ARGENTINO DE CIENCIAS NATURALES « BERNARDINO RIVADAVIA »

Avda. ANGEL GALLARDO 470

Casilla de Correo 10 - Sucursal 5

Buenos Aires (Argentina)